第47卷 第10期
2024年10月

干旱区地理
ARID LAND GEOGRAPHY

Vol. 47 No. 10
Oct. 2024

沙区生物土壤结皮演替对表层土壤养分和微生物群落组成的影响

贺郝钰[1,2]， 刘 蔚[1,2]， 常宗强[1,2]， 侯春梅[1,2]， 孙力炜[1,2]， 迟秀丽[1,2]

（1. 中国科学院西北生态环境资源研究院文献情报中心，甘肃 兰州 730000；2. 中国科学院西北生态环境资源研究院干旱区生态安全与可持续发展重点实验室，甘肃 兰州 730000）

摘 要：生物土壤结皮是旱地生态系统的重要组成部分，在土壤表面生物和非生物因子的相互作用中发挥着重要作用。研究了腾格里沙漠南缘不同类型生物土壤结皮及其下0~2 cm和2~5 cm层土壤理化性质、微生物群落组成和酶活性，分析了土壤微生物群落组成和酶活性随结皮演替的变化特征及其与土壤理化性质的关系。结果表明：(1) 随着结皮向着以藓类为优势的群落演替，结皮层及下层土壤有机碳、全氮、全磷、电导率(EC)及黏粉粒含量均呈显著增大趋势，但随着土层深度的增加而显著减小；pH、容重及砂粒含量则呈相反趋势。(2) 结皮层总PLFAs、细菌和真菌PLFAs均表现为藓结皮>地衣结皮>藻结皮，藓结皮与藻结皮相比分别增加了24%、15%和39%；与藻结皮相比，藓结皮真菌和细菌PLFAs的比值(F:B)增加了20%。结皮下0~2 cm和2~5 cm土层微生物群落组成表现出相似的规律，但各参数均随土层深度的增加而显著减小。(3) 结皮层及其下0~2 cm和2~5 cm层土壤蔗糖酶、过氧化氢酶、纤维素酶、淀粉酶、多酚氧化酶、过氧化物酶、脲酶和碱性磷酸酶活性均随结皮演替而显著升高，但其活性均随土层深度的增加而显著减小。(4) 土壤微生物群落组成和酶活性与土壤有机碳、全氮、全磷、EC和黏粉粒含量呈显著正相关，而与pH、容重及砂粒含量呈显著负相关。结构方程模型分析表明结皮演替引发的土壤化学属性的变化是微生物群落和酶活性的关键驱动因子。

关 键 词：微生物群落；酶活性；生物土壤结皮；演替；沙区

文章编号：1000-6060(2024)10-1724-11(1724~1734)

生物土壤结皮(Biological soil crusts，BSCs)是由藻类、地衣和藓类等隐花植物及微生物等通过菌丝体、假根和多糖等与土壤颗粒胶结而形成的复杂群落[1]。BSCs占干旱半干旱区地表覆盖的40%~70%，是旱地生态系统的重要组成部分[1-2]，在流沙固定、调控水分入渗与土壤持水性、维管束植物拓殖与定居及促进土壤碳氮积累与循环等方面发挥着重要作用[2-7]，是干旱区生态系统稳定性和可持续性的关键影响因素[1,6-7]。

BSCs的形成和发育是一个结构复杂性不断增加的连续演替过程。在这一过程中，蓝藻作为先锋物种首先在沙丘表面拓殖，并通过分泌多糖和碳氮固定等改善土壤环境而为地衣和藓类等隐花植物群落的出现奠定基础。随着时间的推移，土壤质地、养分和微生物群落等发生改变，BSCs逐渐向以地衣和藓类为优势的群落演替[7-8]。伴随着BSCs演替，其生物多样性、多功能性及稳定性逐渐增加，这与土壤微生物重要作用密切相关[1,9]。作为BSCs的重要组成部分，土壤微生物通过参与有机质分解和转化增加养分的有效性，促进维管束植物群落的发展，并进一步影响生态系统格局与过程[1,10-11]。近年来，生物土壤结皮生态学研究日益受到重视，而沙区BSCs演替对微生物群落组成及酶活性的影响成为研究焦点之一[12-18]。相关研究主要集中在结皮

收稿日期：2024-05-26； **修订日期：**2024-07-16
基金项目：国家重点研发计划项目(2022YFF1303301)；甘肃省科技重大专项计划项目(23ZDFA018)资助
作者简介：贺郝钰(1985-)，女，副编审，主要从事干旱区恢复生态学研究. E-mail: hehy@llas.ac.cn

演替过程中土壤真菌和细菌多样性[12-13]、自养微生物群落[14]、参与元素循环微生物功能群[15-17]及酶活性[12,19-20]的变化，以及非蓝藻类光和生物多样性对生态系统多功能性的驱动[18,21-22]等方面。以上更多侧重于不同演替阶段结皮层微生物群落变化[13-15,18]或不同类型结皮构成的复合群落[2,11,16-17]，且许多研究往往将结皮及其下层土壤作为整体进行分析[12,21-22]。然而，受环境条件（光照、水分、温度及养分状态）异质性的影响，结皮及下层土壤表现出明显的垂直分层，从而导致微生物组成及活性存在差异[23]。而基于复合群落的研究无法对BSCs的功能做出准确评价，使得对自然演替过程中BSCs生态功能的变化及其对表层土壤的影响仍存在不确定性[19,21]。

腾格里沙漠南缘固沙区广泛分布着以藻类、地衣和藓类等为优势的BSCs，在减少土壤风蚀及生态水文过程调控方面发挥着重要作用[4-5,24]。本文拟通过对该区不同类型BSCs及其下层土壤微生物群落组成及酶活性的分析，探讨BSCs演替过程中微生物群落及其功能的变化，分析其关键影响因素，为深入理解BSCs演替对荒漠生态系统稳定性的影响及其对全球变化的响应提供依据[15]。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于甘肃省古浪县北部的鸣沙咀天然植被区（37°33′N，103°41′E，海拔1557 m），该区属荒漠化草原，土壤为风积沙。多年平均气温为6 ℃，极端最高和最低气温分别为36.6 ℃和−27.3 ℃，多年平均降水175 mm，主要集中在7—9月；年均潜在蒸发量为3038.5 mm[25]。该区木本植物主要由黑沙蒿（*Artemisia ordosica*）、沙蒿（*Artemisia aphaerocephala*）、荒漠锦鸡儿（*Caragana roborovsky*）和白刺（*Nitraria tangutorum*）等灌木组成。草本植物主要有短花针茅（*Stipa breviflora*）、小画眉草（*Eragrostis poaeoides*）、雾滨藜（*Bassia dasyphylla*）、无芒隐子草（*Cleistogenes songorica*）和虎尾草（*Chloris virgata*）等。灌丛间隙被生物土壤结皮覆盖，结皮总盖度达到74%，其中以藻类为优势的结皮（AC）主要由具鞘微鞘藻（*Microcoleus vaginatus*）、隐头舟形藻（*Navicula cryptocephala*）和爪哇伪枝藻（*Scytonema javanicum*）等组成，盖度为19.13%；以地衣为优势的结皮（LC）主要由石果衣（*Endocarpon pusillum*）和糙聚盘衣（*Glypholecia scabra*）等组成，盖度为15.07%；以藓类为优势的结皮（MC）主要由真藓（*Bryum argenteum*）、土生对齿藓（*Didymodon vinealis*）和齿肋赤藓（*Syntrichia caninervis*）等组成，盖度为29.34%（表1）。

1.2　研究方法

2023年5月，在研究区内分别设置3个10 m×10 m的样方，样方间距为50 m，用于维管束植物群落调查。在每个样方中灌丛间隙以藻类、地衣和藓类为优势的结皮分布区分别设置3个1 m×1 m的小样方，用于采集土壤样品。在每个1 m×1 m的小样方中，用5点法采集结皮层，结皮下0~2 cm和2~5 cm层土壤样品。将3个小样方相同类型结皮同一土层样品合并成一个混合样，共27个混合样。将样品带回实验室，过2 mm筛以去除根系和石头等。随后将每个样品分为两份，一份在室温下风干，用于土壤理化性质分析，另一份立即储存在4 ℃冰箱，用于微生物群落及酶活性分析。

土壤颗粒组成采用S3500型激光粒度仪进行测定，土壤容重采用涂膜法测定[26]，有机碳采用重铬酸钾氧化法进行测定，全氮采用半微量凯氏定氮法进行测定，全磷采用钼锑抗比色法进行测定，pH值采用5:1水土比浸提后用酸度计测定，电导率（EC）采用2.5:1水土比浸提后用便携式电导仪测定。结皮叶绿素a和b用98%的乙醇提取，用紫外可见分光光度计（UV-2450，Shimadzu，Japan）进行测定。

土壤微生物群落组成用磷脂脂肪酸（Phospho-

表1　不同类型生物土壤结皮基本特征

Tab. 1　Basic characteristics of different types of biological soil crusts

类型	厚度/cm	盖度/%	隐花植物优势种	叶绿素a+b/μg·cm⁻²
藻结皮	1.03±0.02	19.13±1.68	具鞘微鞘藻（*Microcoleus vaginatus*）、隐头舟形藻（*Navicula cryptocephala*）、爪哇伪枝藻（*Scytonema javanicum*）	2.36±0.18
地衣结皮	1.17±0.04	15.07±2.47	石果衣（*Endocarpon pusillum*）、糙聚盘衣（*Glypholecia scabra*）	3.17±0.27
藓结皮	1.49±0.09	29.34±4.03	真藓（*Bryum argenteum*）、土生对齿藓（*Didymodon vinealis*）、齿肋赤藓（*Syntrichia caninervis*）	4.03±0.33

lipid fatty acid, PLFA)法进行分析[12,27]。将8 g冷冻干燥的土样置于50 mL离心管中,加入氯仿:甲醇:柠檬酸盐缓冲液(体积比为1:2:0.8;0.15 mol·L^{-1},pH为4.0)。室温条件下以250 rpm的速度震荡2 h,然后在4000 rpm速度离心5 min以提取土壤中的脂质。分别用10 mL的氯仿和10 mL的丙酮洗去非极性脂质(如中性脂质和糖脂),将PLFAs从中分离出来,通过碱性甲醇解反应转化为脂肪酸甲酯(FAME),并用氮气吹干。氮气吹干样品中加60 μL正己烷,通过带有MIDI系统(4.5, MIDI Inc., Newark, DE, USA)的Agilent 6890N气相色谱进行分析。

土壤酶活性按照关松荫的方法进行测定[28]:蔗糖酶、淀粉酶和纤维素酶活性采用3,5-二硝基水杨酸比色法,过氧化氢酶活性采用0.1 mol·L^{-1} $KMnO_4$溶液滴定法,过氧化物酶和多酚氧化酶活性测定采用邻苯三酚比色法,脲酶采用靛酚蓝比色法,碱性磷酸酶用磷酸苯二钠比色法。

1.3 数据处理

采用双因素方差分析法比较不同类型生物土壤结皮之间及结皮与相应下层土壤之间理化性质、微生物群落组成及酶活性的差异,利用最小显著差异法(LSD法)进行显著性检验(α=0.05)。采用Pearson相关性分析量化了微生物群落组成及酶活性与土壤理化性质之间的关系。采用结构方程模型(Structural equation model, SEM)分析了土壤理化性质对微生物群落组成和酶活性的直接和间接影响。方差分析和Pearson相关分析采用SPSS 25.0软件进行,SEM采用AMOS 21.0软件进行。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

随着生物土壤结皮向藓结皮演替,结皮层及下层土壤理化性质均发生了明显变化(表2)。结皮层黏粒和粉粒表现为藓结皮>藻结皮>地衣结皮,有机碳、全氮含量、全磷含量和EC均表现为藓结皮>地衣结皮>藻结皮,差异显著(表3,P<0.01),藓结皮比藻结皮分别提高了30%、10%、39%、30%、42%和42%。而砂粒含量、容重和pH则呈藻结皮>藓结皮的趋势,藓结皮比藻结皮分别减小了10%、12%和4%。结皮下0~2 cm和2~5 cm土层表现出相似的规律,但黏粒、粉粒、有机碳、全氮和全磷含量和EC均随土层深度的增加而显著减小(P<0.001),而砂粒含量、容重和pH则随土层深度的增加而显

表2 不同类型结皮及其下层土壤理化性质

Tab. 2 Physicochemical properties of different type of BSCs and the underlying soils

土层	结皮类型	黏粒/%	粉粒/%	砂粒/%	容重/g·cm^{-3}	有机碳/g·kg^{-1}
结皮层	藻结皮	11.66±1.08Aa	24.68±1.58Aa	63.66±1.69Aa	1.16±0.03Aa	17.99±0.57Aa
	地衣结皮	11.04±1.49Aa	24.42±1.67Aa	64.54±3.15Aa	1.11±0.03Aa	21.20±2.12Ba
	藓结皮	15.14±0.73Ba	27.13±1.02Ba	57.73±0.88Ba	1.04±0.04Ba	24.99±1.59Ca
结皮下0~2 cm	藻结皮	4.49±0.37Ab	9.51±0.94Ab	86.01±1.30Ab	1.32±0.04Ab	3.84±0.15Ab
	地衣结皮	4.70±0.31Ab	10.10±1.04Ab	85.20±1.34Ab	1.30±0.04Ab	4.42±0.34Bb
	藓结皮	7.49±0.63Bb	21.85±0.61Bb	70.66±1.01Bb	1.20±0.02Bb	4.64±0.15Bb
结皮下2~5 cm	藻结皮	1.79±0.21Ac	4.57±0.23Ac	93.64±0.39Ac	1.46±0.01Ac	1.63±0.13Ac
	地衣结皮	2.07±0.08Ac	7.01±0.29Bc	90.92±0.29Bc	1.43±0.01Bc	2.12±0.03Bc
	藓结皮	2.77±1.41Bc	10.98±1.39Cc	86.25±1.41Cc	1.32±0.03Cc	2.80±0.18Cc

土层	结皮类型	全氮/g·kg^{-1}	全磷/g·kg^{-1}	EC/μS·cm^{-1}	pH
结皮层	藻结皮	1.34±0.07Aa	0.55±0.04Aa	174.47±4.74Aa	8.01±0.03Aa
	地衣结皮	1.49±0.05Aa	0.62±0.02Aa	187.73±4.06Aa	8.02±0.06Aa
	藓结皮	1.74±0.10Ba	0.78±0.03Ba	247.38±13.67Aa	7.71±0.05Ba
结皮下0~2 cm	藻结皮	0.34±0.02Ab	0.50±0.02Aa	79.58±3.28Ab	8.31±0.04Ab
	地衣结皮	0.31±0.04Ab	0.54±0.02Ab	82.78±2.29Ab	8.14±0.04Bb
	藓结皮	0.61±0.13Bb	0.64±0.02Bb	114.94±13.72Ab	8.08±0.05Bb
结皮下2~5 cm	藻结皮	0.24±0.05Ac	0.40±0.02Ab	71.99±1.31Ac	8.53±0.04Ac
	地衣结皮	0.29±0.01Ac	0.43±0.01Ac	83.21±4.01Bc	8.40±0.06Bc
	藓结皮	0.37±0.03Bc	0.53±0.03Bc	103.43±9.18Ab	8.23±0.05Cc

注:EC为电导率。不同大写字母表示同一结皮类型不同土层之间差异显著,不同小写字母表示同一土层不同结皮类型之间差异显著。下同。

表3 土壤理化性质方差分析结果

Tab. 3 Statistical analysis results of soil physicochemical properties

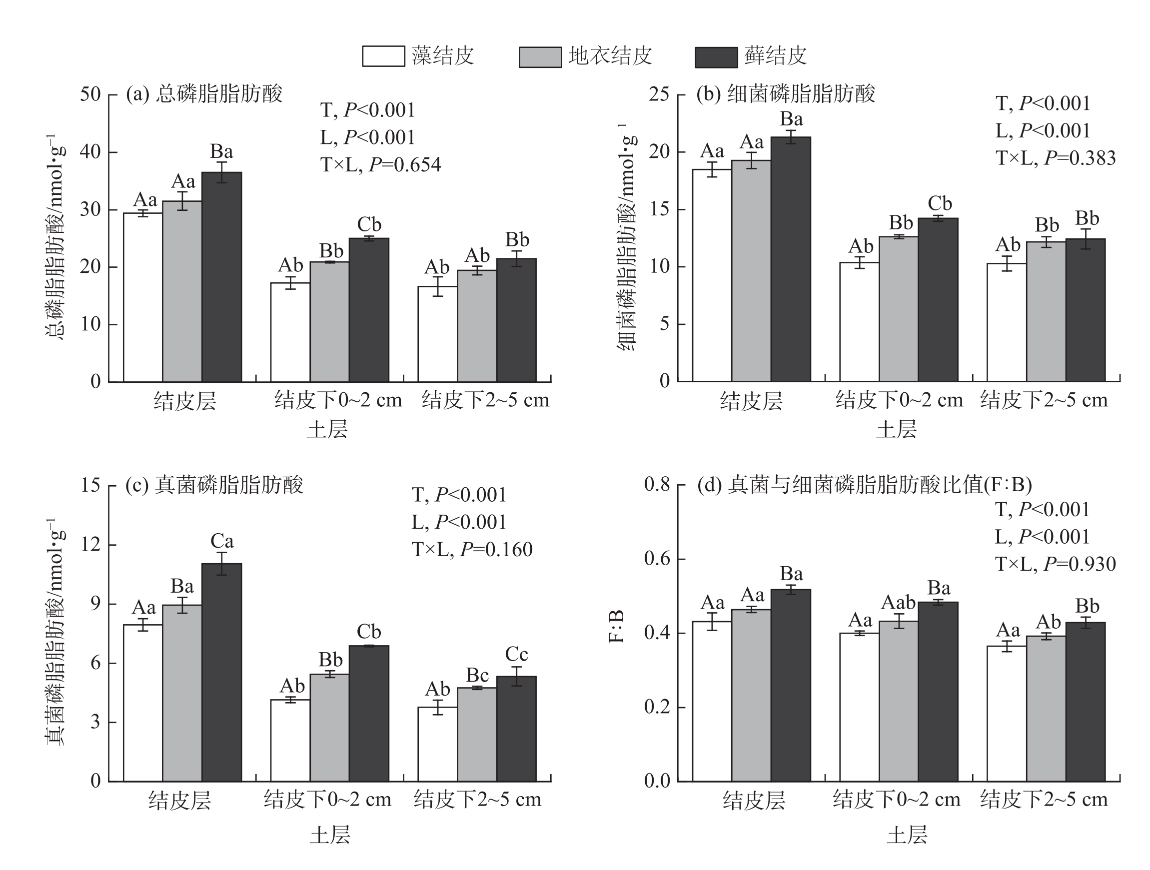
土壤理化性质	结皮类型		土层		结皮类型×土层	
	F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
黏粒/%	12.151	<0.001	163.003	<0.001	1.599	0.218
粉粒/%	37.192	<0.001	207.552	<0.001	7.099	0.001
砂粒/%	37.142	<0.001	275.449	<0.001	4.132	0.514
容重/$g\cdot cm^{-3}$	24.114	<0.001	46.844	<0.001	0.766	0.561
有机碳/$g\cdot kg^{-1}$	7.981	0.003	396.440	<0.001	3.640	0.204
全氮/$g\cdot kg^{-1}$	13.825	<0.001	314.947	<0.001	1.536	0.234
全磷/$g\cdot kg^{-1}$	38.701	<0.001	51.625	<0.001	1.448	0.259
EC/$\mu S\cdot cm^{-1}$	30.847	<0.001	219.799	<0.001	2.710	0.063
pH	25.348	<0.001	73.662	<0.001	2.010	0.136

注：*F*为组间方差和组内方差的比值；*P*为显著性水平。

著增大（*P*<0.001）。结皮类型和土层深度交互作用对土壤粉粒含量影响显著（*P*<0.001），而对其他参数的影响均不显著（*P*>0.05）。

2.2 土壤微生物群落组成

随着结皮向以藓类为优势的群落演替，土壤微生物群落组成也发生了显著变化（图1）。结皮层总PLFAs、细菌和真菌PLFAs均表现为藓结皮>地衣结皮>藻结皮，藓结皮3个参数比藻结皮分别增加了24%、15%和39%，而藓结皮真菌与细菌PLFAs的比值（F:B）是藻结皮的1.2倍，不同结皮类型之间总PLFAs、细菌和真菌PLFAs差异均显著（*P*<0.001）。结皮下0~2 cm和2~5 cm土层微生物群落组成表现



注：T为结皮类型；L为土层。不同大写字母表示同一土层不同结皮类型之间差异显著，不同小写字母表示同一结皮类型不同土层之间差异显著。

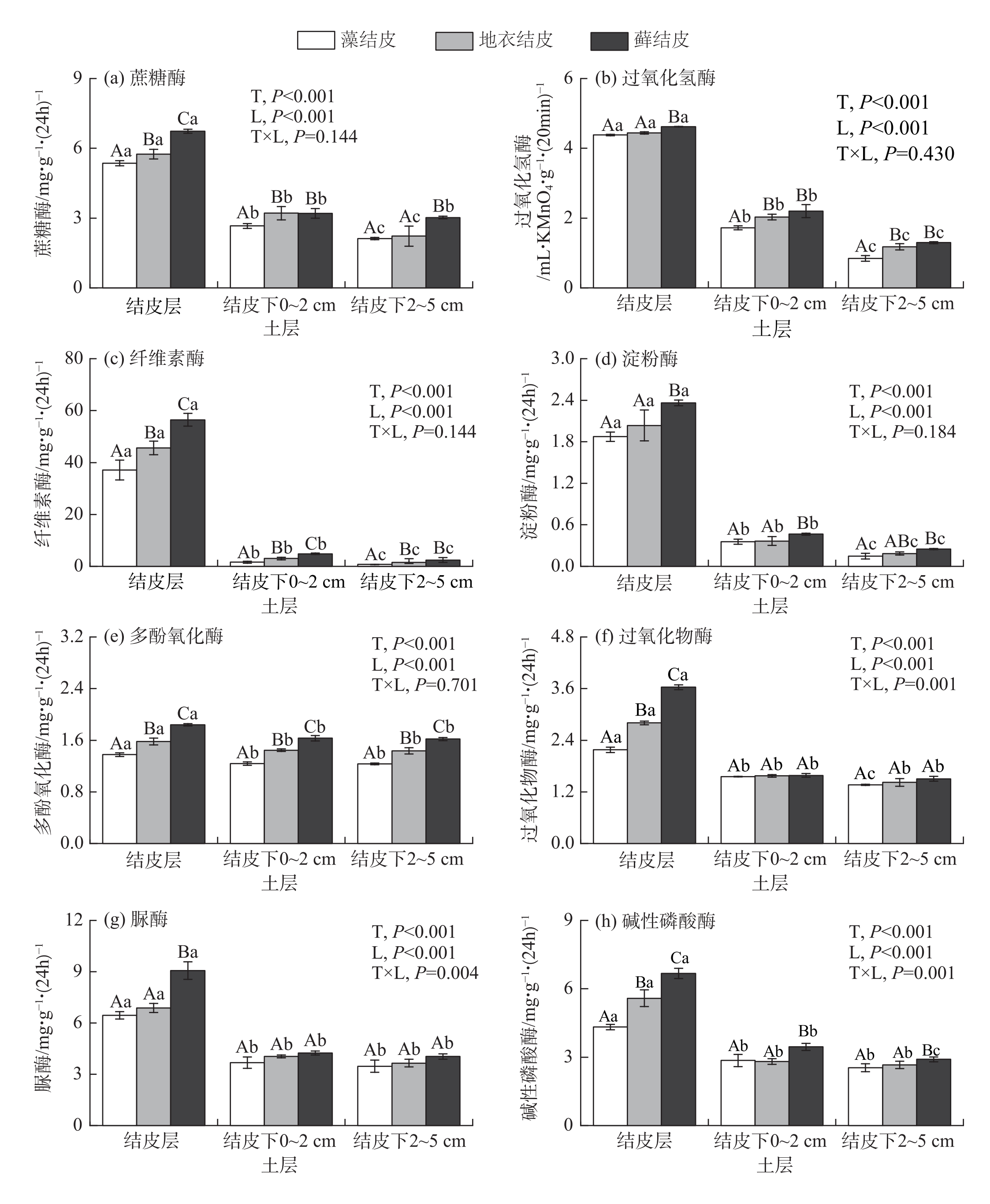
图1 不同类型生物土壤结皮及其下层土壤微生物群落组成

Fig. 1 Microbial community composition of different types of biological soil crusts and the underlying soils

出相似的规律，且总PLFAs、细菌和真菌PLFAs及F:B均随土层深度的增加而显著减小（$P<0.001$），而结皮类型和土层深度交互作用的影响均不显著（$P>0.05$）。

2.3 土壤酶活性

随着结皮向着以藓类为优势的群落演替，土壤碳、氮和磷循环相关的酶活性均发生了显著的变化（图2）。结皮层不同土壤酶活性均呈增大趋势，表现为藓结皮>地衣结皮>藻结皮，差异均显著（$P<0.001$）。藓结皮中蔗糖酶、过氧化氢酶、纤维素酶、淀粉酶、多酚氧化酶、过氧化物酶、脲酶和碱性磷酸酶活性分别比藻结皮高25.7%、5.5%、52.2%、26.0%、33.6%、66.9%、40.7%和54.4%。结皮下0~2 cm和2~5 cm土层表现出相似的规律，均表现为藓结皮>地衣结皮>藻结皮，差异均显著（$P<0.001$），且不同酶活性均随土层深度增加而显著减小（$P<0.001$）。



注：T为结皮类型；L为土层。不同大写字母表示同一结皮类型不同土层之间差异显著，不同小写字母表示同一土层不同结皮类型之间差异显著。

图2 不同类型生物土壤结皮及其下层土壤酶活性

Fig. 2 Enzyme activities of different types of biological soil crusts and the underlying soils

随着土层深度的增加，多酚氧化酶、过氧化氢酶、脲酶和碱性磷酸酶不同结皮类型之间差异逐渐减小，藓结皮下0~2 cm和2~5 cm土层不同酶活性分别比藻结皮高1.7%~31.8%和10.5%~31.3%；而蔗糖酶、过氧化氢酶、纤维素酶和淀粉酶不同结皮类型之间差异逐渐提高，藓结皮下0~2 cm和2~5 cm土层不同酶活性分别比藻结皮提高20.1%~204.3%和42.9%~243.0%（图2）。

2.4 微生物群落组成、酶活性与土壤理化性质之间的关系

Pearson相关性分析表明，不同类型生物土壤结皮及其下层土壤微生物群落组成和酶活性与土壤理化性质呈显著相关关系（表4）。其中微生物群落组成和酶活性与黏粒、粉粒、有机碳、全氮和全磷含量及EC呈显著正相关（$P<0.05$），而与砂粒含量、容重和pH呈显著负相关（$P<0.05$）。结构方程模型分析表明，除了结皮演替对物理属性的影响不显著外，对微生物群落和酶活性的直接和间接影响均显著，解释了微生物群落和酶活性99%的变异。其中结皮演替引发的土壤化学属性（有机碳、全氮、全磷、EC和pH）的变化是微生物群落和酶活性变化的关键驱动因素，分别解释了其60.1%和92.8%的变异（图3）。化学属性分别可以解释微生物群落和酶活性变异的62.8%和52.0%以上（表4）。而物理属性对微生物群落和酶活性也存在显著影响，分别解释了其变异的16.1%和11.5%。微生物群落对酶活性也存在显著影响，解释了其37.1%的变异（图3）。

3 讨 论

BSCs能够提供的生态系统服务类型及数量和质量与其物种组成和丰富度密切相关，因此常将BSCs的发育与组成作为评价生态系统健康的指标[29]。伴随着从以藻类为优势的群落向以藓类为优势的群落演替，生物土壤结皮的结构复杂性逐渐增强，这一过程不仅改变结皮本身的属性也对下层土壤产生深刻的影响。

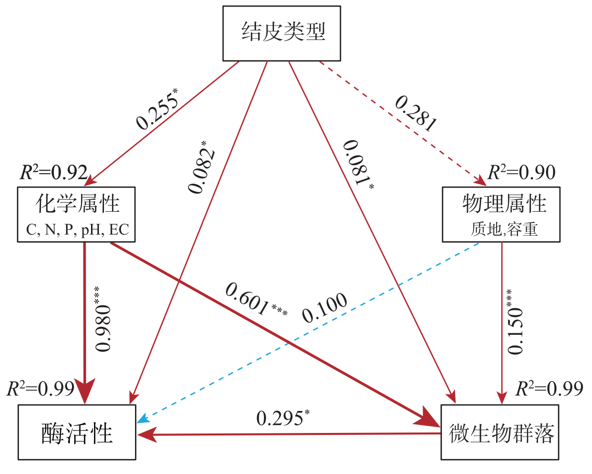
腾格里沙漠南缘结皮及其下层土壤黏粒和粉粒含量均随着演替而显著增加（表2~3）。首先，蓝藻通过丝状体对土壤颗粒的机械纠缠及分泌的多糖对颗粒的化学包裹而有效降低风速，从而促进了对大气降尘中细颗粒物质的捕获。而地衣叶状体和藓类植物的植株更有利于对大气中黏粉粒的捕获，进一步改善了表土层土壤质地[11,29-30]。本研究中，结皮及其下层土壤有机碳和养分含量随着演替而显著增加（表2~3），这种变化趋势主要与BSCs中隐花植物的碳氮固定密切相关[1,7,31]。伴随着向以藓类为优势的群落演替，BSCs的叶绿素含量显著增加（表1），固碳速率也随之显著增大[31]。如Li等[7]的研究表明，以地衣-藓类为优势的BSCs固碳速率是以藻类为优势的BSCs的2.35倍。值得注意的是，

表4 不同类型生物土壤结皮微生物群落及酶活性与理化性质之间相关系数

Tab. 4 Correlation coefficients between microbial community composition, enzyme activities and soil physicochemical properties

参数	砂粒	粉粒	黏粒	容重	有机碳	全氮	全磷	EC	pH
细菌PLFAs	−0.922**	0.905**	0.910**	−0.765**	0.924**	0.940**	0.746**	0.933**	−0.851**
真菌PLFAs	−0.913**	0.897**	0.900**	−0.838**	0.898**	0.915**	0.843**	0.931**	−0.907**
F:B	−0.739**	0.744**	0.696**	−0.838**	0.628**	0.660**	0.892**	0.707**	−0.868**
总PLFAs	−0.913**	0.901**	0.891**	−0.810**	0.889**	0.912**	0.797**	0.918**	−0.882**
蔗糖酶	−0.917**	0.879**	0.942**	−0.796**	0.961**	0.960**	0.764**	0.959**	−0.840**
过氧化氢酶	−0.938**	0.908**	0.948**	−0.759**	0.962**	0.961**	0.729**	0.918**	−0.835**
纤维素酶	−0.882**	0.840**	0.917**	−0.699**	0.972**	0.971**	0.731**	0.958**	−0.796**
淀粉酶	−0.910**	0.870**	0.939**	−0.732**	0.980**	0.972**	0.712**	0.946**	−0.812**
多酚氧化酶	−0.626**	0.635**	0.579**	−0.753**	0.520*	0.558*	0.782**	0.667*	−0.714**
过氧化物酶	−0.841**	0.793**	0.888**	−0.792**	0.947**	0.930**	0.792**	0.952**	−0.814**
脲酶	−0.874**	0.840**	0.896**	−0.765**	0.930**	0.935**	0.764**	0.948**	−0.821**
碱性磷酸酶	−0.868**	0.840**	0.879**	−0.778**	0.929**	0.933**	0.790**	0.939**	−0.807**

注：**、*分别表示$P<0.01$、$P<0.05$。



注:单向箭头表示因果关系的假设方向。其中红色箭头表示正路径,蓝色箭头表示负路径,虚线箭头表示不显著的路径。箭头上的数字(P值)为路径系数,箭头宽度表示关系强度。***、**、*分别表示P<0.001、0.001<P<0.01、0.01<P<0.05显著性水平。每个变量相邻的R^2表示所解释的变化比例。df为自由度;RMSEA和AIC为模型指标。

图3 土壤理化性质对微生物群落组成和酶活性影响的结构方程模型

Fig. 3 Structural equation model (SEM) outlining the effects of soil physicochemical properties on microbial community composition and enzyme activities

BSCs分泌的胞外多糖(Exopolysaccharides,EPS)是沙区土壤有机碳的主要来源之一,在一些区域可达到总有机碳的75%[22]。随着BSCs发育,EPS含量也呈逐渐增加的趋势,这是导致沙区土壤有机碳呈现出明显空间异质性的重要原因[29,32-33]。土壤氮是旱地生态系统的首要限制性养分,而BSCs固氮则是该区主要的氮素来源[3,34]。BSCs固氮速率与其组成密不可分[1],通常情况下,处于演替后期的BSCs固氮速率大于演替早期阶段的BSCs,从而使周围土壤含氮量更高[29,35],这与本研究结果一致。另一方面,不同类型BSCs对大气降尘的捕获能力存在差异[11,30,36]。除细颗粒物质之外,大气降尘也含有大量碳和氮等元素,发育良好的BSCs能更有效地捕获降尘,从而促进元素的进一步聚积[11,19]。值得注意的是,随着BSCs的进一步发育,表土层稳定性增强而风蚀逐渐减小,更有利于细颗粒物质、养分及维管束植物凋落物的截获和保持[37]。

本研究中,结皮及下层土壤细菌、真菌及总PLFAs均随BSCs演替而显著增大,且结皮层PLFAs显著高于下层土壤(图1),表明BSCs的定居及向以藓类为优势类型的演替能有效促进微生物群落的发展。不同类型BSCs中占优势的光自养生物类群的适应策略及其对环境条件(如光照、温度和水分等)的影响不同,从而有助于特定微生物群落的发育,使微生物随着BSCs演替从普遍存在的群落逐渐转变为特有微生物类群[25,38]。结构方程模型分析表明结皮演替引发化学属性的变化是微生物群落的关键驱动因素(图3)。伴随着BSCs的演替,土壤有机碳及养分含量与微生物PLFAs呈显著正相关(表4)。这主要是BSCs发育过程中有机碳及养分的积累为微生物提供了丰富的底物,从而促进了与有机质分解相关的微生物类群的生长和繁殖[39-40]。如Maier等[38]的研究发现BSCs中几丁质和纤维素降解类微生物丰富度比裸地更高。干旱区土壤养分含量极低,而BSCs发育过程中氮磷等养分含量的增加能够缓解微生物群落的养分限制,同时也能提高养分利用效率,从而促进微生物群落的发育[38,41]。值得注意的是,已有研究表明土壤微生物对不同碳源的响应存在差异,处于演替后期的结皮中存在大量枯死的植物残体,其含有的低分子量有机碳(糖、氨基酸和有机酸等)能有效促进根际相关细菌和土壤微生物群落多样性显著增大[24,42]。本研究中,微生物群落组成与EC呈显著正相关,而与pH呈显著负相关(表4)。EC的增大可通过增加微生物代谢熵而促进微生物对底物的利用,从而促进微生物群落的发育[43],而pH的减小有利于促进微生物活动[2]。土壤物理属性的变化是微生物群落的驱动因素之一。微生物群落组成与黏粉粒含量呈显著正相关,而与砂粒含量呈负相关。土壤质地的改善为微生物生长创造了良好的环境,同时细颗粒物质的增加可有效吸附基质和微生物,促进微生物对基质的利用[44]。随着BSCs的演替,F:B呈增大趋势(图1),一方面较低的pH更有利于真菌的生长[44],另一方面细菌更多的是分解易降解碳而真菌群落更有助于对难降解碳的分解[45]。因此,随着BSCs演替难降解碳的增加可能有利于真菌的繁殖[45-46]。

土壤微生物可通过分泌胞外酶从而催化有机质分解和转化过程。本研究中,8种酶活性均表现为藓结皮>地衣结皮>藻结皮。由于酶活性影响细胞内代谢过程产生的电子运输能力,酶活性的增大意味着代谢能力的增强[24]。结构方程模型表明土壤化学性质变化是酶活性的关键驱动因素,酶活性

的增大首先与BSCs演替引发的微生物活性和丰度的增加密切相关[2]。值得注意的是，演替后期阶段BSCs分泌的大量简单化合物为土壤酶提供了丰富的基质与底物而促进酶活性增加[24,47]，特别是有机碳、全氮和全磷含量随着结皮演替的增加，促进了与3种元素循环相关的酶活性提升[16]。BSCs对酶活性的影响也与隐花植物特征密切相关，地衣叶状体和藓类植物可通过假根和凋落物分泌更多的酶，从而提高结皮层及下层土壤酶活性[1,47-48]。另外，随着BSCs演替，逐渐增加的深色色素可吸收太阳辐射而促进土壤温度的升高，从而提高胞外酶活性[49]。本研究中，土壤微生物群落组成和酶活性表现出明显的分层特征，即微生物PLFAs和酶活性随土层深度的增加而显著减小（图1~2）。一方面，生物土壤结皮的拓殖和发育导致表层土壤呈现层状结构，使结皮层有机质及养分含量显著高于下层土壤，从而使得微生物群落和酶活性表现出明显的分层特征。另一方面，结皮层往往经历频繁且剧烈的水热因子波动及强烈的紫外线辐射，因而色素丰富的真菌、蓝细菌及广泛分布的类群占优势，而下层土壤则往往是抗逆性较差的群落占优势[38,41]，微生物群落的这种差异最终导致不同土层胞外酶活性的分化，进而对有机质分解产生影响[50]。

4 结 论

沙区生物土壤结皮向着以藓类为优势群落的演替促进了微生物群落多样性和酶活性的改变。(1) 随着结皮向以藓类为优势的群落演替，细菌和真菌PLFAs和蔗糖酶、过氧化氢酶、纤维素酶、淀粉酶、多酚氧化酶、过氧化物酶、脲酶和碱性磷酸酶的活性显著增大，微生物群落中真菌的优势逐渐增强，且各参数均表现出自结皮层向下层土壤逐渐减小的趋势。(2) 结皮演替引发的隐花植物组成及土壤理化性质的改善是微生物群落和酶活性变化的关键驱动因素。

参考文献（References）

[1] Belnap J, Büdel B, Lange O L. Biological soil crusts: Characteristics and distribution[C]//Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Heidelberg: Springer, 2001: 3-30.

[2] Xie T, Shi W L, Yang H T, et al. Variations in organic carbon mineralization of the biological soil crusts following revegetation in the Tengger Desert, north China[J]. Catena, 2023, 222: 106860, doi: 10.1016/j.catena.2022.106860.

[3] Li X R, Jia R L, Zhang Z S, et al. Hydrological response of biological soil crusts to global warming: A ten-year simulative study[J]. Global Change Biology, 2018, 24(10): 4960-4971.

[4] 王新平, 肖洪浪, 张景光, 等. 荒漠地区生物土壤结皮的水文物理特征分析[J]. 水科学进展, 2006, 17(5): 592-598. [Wang Xinping, Xiao Honglang, Zhang Jingguang, et al. Hydrophysical characteristics of biological soil crust in an arid desert area[J]. Advances in Water Science, 2006, 17(5): 592-598.]

[5] 苏延桂, 李新荣, 陈应武, 等. 生物土壤结皮对荒漠土壤种子库和种子萌发的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 938-946. [Su Yangui, Li Xinrong, Chen Yingwu, et al. Effects of biological soil crusts on soil seed bank and seed germination of desert plants in north China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(3): 938-946.]

[6] Rodriguez-caballero E, Belnap J, Büdel B, et al. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered byglobal change[J]. Nature Geoscience, 2018, 11: 185-189.

[7] Li X R, Zhang P, Su Y G, et al. Carbon fixation by biological soil crusts following revegetation of sand dunes in arid desert regions of China: A four-year field study[J]. Catena, 2012, 97: 119-126.

[8] Yair A, Verrecchia E. The role of the mineral component in surface stabilization processes of a disturbed desert sandy surface[J]. Land Degradation & Development, 2002, 13(4): 295-306.

[9] Pietrasiak N, Regus J U, Johansen J R, et al. Biological soil crust community types differ in key ecological functions[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 65: 168-171.

[10] Housman D C, Yeager C M, Darby B J, et al. Heterogeneity of soil nutrients and subsurface biota in a dryland ecosystem[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(8): 2138-2149.

[11] He M Z, Hu R, Jia R L. Biological soil crusts enhance the recovery of nutrient levels of surface dune soil in arid desert regions[J]. Ecological Indicators, 2019, 106: 105497, doi: 10.1016/j.ecolind.2019.105497.

[12] Liu Y M, Yang H Y, Li X R, et al. Effects of biological soil crusts on soil enzyme activities in revegetated areas of the Tengger Desert, China[J]. Applied Soil Ecology, 2014, 80: 6-14.

[13] Zhang B C, Zhang Y Q, Li X Z, et al. Successional changes of fungal communities along the biocrust development stages[J]. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(2): 285-294.

[14] Zhao K, Zhang B C, Li J N, et al. The autotrophic community across developmental stages of biocrusts in the Gurbantunggut Desert[J]. Geoderma, 2021, 388: 114927, doi: 10.1016/j.geoderma.2021.114927.

[15] Xu L, Zhang B C, Wang E T, et al. Soil total organic carbon/total nitrogen ratio as a key driver deterministically shapes diazotrophic

community assemblages during the succession of biological soil crusts[J]. Soil Ecology Letters, 2021, 3(4): 328–341.

[16] Liu Y B, Zhao L N, Wang Z R, et al. Changes in functional gene structure and metabolic potential of the microbial community in biological soil crusts along a revegetation chronosequence in the Tengger Desert[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 126: 40–48.

[17] Liu Y B, Wang Y S, Wang Z R, et al. Characteristics of iron cycle and its driving mechanism during the development of biological soil crusts associated with desert revegetation[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 164: 108487, doi: 10.1016/j.soilbio.2021.108487.

[18] Xu L, Zhu B J, Li C N, et al. Increasing relative abundance of non-cyanobacterial photosynthetic organisms drives ecosystem multifunctionality during the succession of biological soil crusts [J]. Geoderma, 2021, 395: 115052, doi: 10.1016/j.geoderma.2021.115052.

[19] Miralles I, Domingo F, García-Campos E, et al. Biological and microbial activity in biological soil crusts from the Tabernas Desert, a sub-arid zone in SE Spain[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 55: 113–121.

[20] 王融融, 樊瑾, 丛士翔, 等. 毛乌素沙地火电厂周边不同类型生物结皮酶活性及其影响因素[J]. 中国沙漠, 2023, 43(4): 209–219. [Wang Rongrong, Fan Jin, Cong Shixiang, et al. Enzyme activity characteristics and their influencing factors of different biocrusts around thermal plant in Mu Us Sandy Land[J]. Journal of Desert Research, 2023, 43(4): 209–219.]

[21] 刘玉冰, 王增如, 高天鹏. 温带荒漠生物土壤结皮微生物群落结构与功能演替研究综述[J]. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2974–2983. [Liu Yubing, Wang Zengru, Gao Tianpeng. Succession of microbial community structure and their functions of biological soil crusts in temperate desert: A review[J]. Microbiology China, 2020, 47(9): 2974–2983.]

[22] Hu R, Wang X P, Xu J S, et al. The mechanism of soil nitrogen transformation under different biocrusts to warming and reduced precipitation: From microbial functional genes to enzyme activity [J]. The Science of the Total Environment, 2020, 722: 137849, doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.137849.

[23] Garcia-pichel F, Pringault O. Cyanobacteria track water in desert soils[J]. Nature, 2001, 413: 380–381.

[24] Grote E E, Belnap J, Housman D C, et al. Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: Implications for global change[J]. Global Change Biology, 2010, 16(10): 2763–2774.

[25] 马全林. 腾格里沙漠南缘土壤–植被系统恢复及其驱动机制[D]. 兰州: 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 2009. [Ma Quanlin. Restoration of soil-vegetation system and its driving mechanism in the southern margin of Tengger Desert[D]. Lanzhou: Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, 2009.]

[26] 都军, 李宜轩, 杨晓霞, 等. 腾格里沙漠东南缘生物土壤结皮对土壤理化性质的影响[J]. 中国沙漠, 2018, 38(1): 111–116. [Du Jun, Li Yixuan, Yang Xiaoxia, et al. Effects of biological soil crusts types on soil physicochemical properties in the southeast fringe of the Tengger Desert[J]. Journal of Desert Research, 2018, 38(1): 111–116.]

[27] Frostegard, Baath E, Tunlio A. Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty acid analysis[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1993, 25(6): 723–730.

[28] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986. [Guan Songyin. Soil enzyme and its research method[M]. Beijing: Agriculture Press, 1986.]

[29] Chamizo S, Cantón Y, Miralles I, et al. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 49: 96–105.

[30] Li X R, Xiao H L, He M Z, et al. Sand barriers of straw checkerboards for habitat restoration in extremely arid desert regions[J]. Ecological Engineering, 2006, 28(2): 149–157.

[31] Miralles I, ladrón de Guevara M, Chamizo S, et al. Soil CO_2 exchange controlled by the interaction of biocrust successional stage and environmental variables in two semiarid ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 124: 11–23.

[32] Mager D M. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(2): 313–318.

[33] Chamizo S, Cantón Y, Domingo F, et al. Evaporative losses from soils covered by physical and different types of biological soil crusts[J]. Hydrological Processes, 2013, 27(3): 324–332.

[34] Xie Y C, Wen X M, Tu Y L, et al. Mechanisms of artificial biological soil crusts development for anti-desertification engineering on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Environmental Technology & Innovation, 2024, 33: 103542, doi: 10.1016/j.eti.2024.103542.

[35] Housman D C, Powers H H, Collins A D, et al. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert[J]. Journal of Arid Environments, 2006, 66(4): 620–634.

[36] Jayne B, Gardner John S. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: The role of the cyanobacterium microcoleus vaginatus [J]. The Great Basin Naturalist, 1993, 53(1): 40–47.

[37] Zhang L X, Zhou B, Song B, et al. Significant carbon isotopic fractionation during early formation of biological soil crusts with indications for dryland carbon cycling[J]. iScience, 2024, 27(3):

109114, doi: 10.1016/j.isci.2024.109114.

[38] Maier S, Tamm A, Wu D M, et al. Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts[J]. The ISME Journal, 2018, 12: 1032−1046.

[39] 焦冰洁, 张丙昌, 赵康, 等. 生物结皮演替对黄土高原水蚀风蚀交错区土壤氮素转化及微生物活性的促进效应[J]. 中国沙漠, 2023, 43(4): 191−199. [Jiao Bingjie, Zhang Bingchang, Zhao Kang, et al. Promoting effect of biological soil crusts succession on soil nitrogen transformation and microbial activity in water-wind erosion crisscross region of Loess Plateau[J]. Journal of Desert Research, 2023, 43(4): 191−199.]

[40] Chamizo S, Rodríguez-Caballero E, Sánchez-Cañete E P, et al. Temporal dynamics of dryland soil CO_2 efflux using high-frequency measurements: Patterns and dominant drivers among biocrust types, vegetation and bare soil[J]. Geoderma, 2022, 405: 115404, doi: 10.1016/j.geoderma.2021.115404.

[41] Pointing S B, Belnap J. Microbial colonization and controls in dryland systems[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10: 551−562.

[42] Cleveland C C, Nemergut D R, Schmidt S K, et al. Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition[J]. Biogeochemistry, 2007, 82(3): 229−240.

[43] Iwai C B, Oo A N, Topark-Ngarm B. Soil property and microbial activity in natural salt affected soils in an alternating wet-dry tropical climate[J]. Geoderma, 2012, 189/190: 144−152.

[44] Rousk J, Demoling L A, Bahr A, et al. Examining the fungal and bacterial niche overlap using selective inhibitors in soil[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2008, 63(3): 350−358.

[45] Wu H W, Cui H L, Fu C X, et al. Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review[J]. The Science of the Total Environment, 2024, 909: 168627, doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.168627.

[46] 杨娥女, 王宝荣, 姚宏佳, 等. 黄土高原生物土壤结皮发育过程中颗粒态和矿物结合态有机碳变化特征[J]. 水土保持研究, 2023, 30(1): 25−33, 40. [Yang Enü, Wang Baorong, Yao Hongjia, et al. Dynamics of particulate and mineral-associated organic carbon during the development of biological soil crusts in the Loess Plateau[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2023, 30(1): 25−33, 40.]

[47] 张雪, 张春平, 杨晓霞, 等. 草地和荒漠生态系统生物土壤结皮对土壤养分及酶活性的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(3): 632−640. [Zhang Xue, Zhang Chunping, Yang Xiaoxia, et al. Effects of biological soil crusts on soil nutrient and enzyme activities in grassland and desert ecosystems[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(3): 632−640.]

[48] 武杰, 张丙昌, 陈静, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错区不同生物结皮类型对土壤有机碳及其转化的影响[J]. 水土保持学报, 2024, 38(4): 38−44. [Wu Jie, Zhang Bingchang, Chen Jing, et al. Effects of different biocrust types on soil organic carbon and its transformation in the water wind erosion crisscross region of the Loess Plateau[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(4): 38−44.]

[49] Miralles I, Domingo F, Cantón Y, et al. Hydrolase enzyme activities in a successional gradient of biological soil crusts in arid and semi-arid zones[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 53: 124−132.

[50] Dilly O, Munch J C, Pfeiffer E M. Enzyme activities and litter decomposition in agricultural soils in northern, central, and southern Germany[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2007, 170(2): 197−204.

Effects of biological soil crust succession on soil nutrients, microbial community composition in desert regions

HE Haoyu[1,2], LIU Wei[1,2], CHANG Zongqiang[1,2], HOU Chunmei[1,2],
SUN Liwei[1,2], CHI Xiuli[1,2]

(1. Information Center, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, Gansu, China; 2. Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, Gansu, China)

Abstract: Biological soil crusts (BSCs), a critical component of dryland ecosystems, mediate interactions between biotic and abiotic factors on the soil surface. This study examines the soil physicochemical properties, microbial community composition, and enzyme activities of different types of BSCs—algae-dominated (AC), lichen-dominated (LC), and moss-dominated (MC)—along with the underlying soil layers (0−2 cm and 2−5 cm) at the southern edge of the Tengger Desert, Inner Mongolia, China. We analyzed variations in microbial community composition and enzyme activities during BSCs succession and explored the relationship between these dynamics and soil physicochemical properties. Results revealed that the contents of soil organic carbon (SOC), nitrogen (N), phosphorus (P), silt, clay, and electrical conductivity (EC) in both crust and underlying soils increased significantly as BSCs progressed toward moss dominance, while these variables decreased with greater soil depth. Conversely, pH, bulk density, and sand content exhibited opposing trends. The total phospholipid fatty acids (PLFAs), as well as bacterial and fungal PLFAs, were highest in MC and lowest in AC, with MC exhibiting 24%, 15%, and 39% higher values than AC, respectively. Compared to AC, the fungal-to-bacterial PLFAs ratio (F:B) in MC increased by 20%. The microbial community composition in the 0−2 cm and 2−5 cm soil layers followed similar patterns, though all parameters significantly declined with depth. Enzyme activities—sucrase, catalase, cellulase, amylase, polyphenol oxidase, peroxidase, urease, and alkaline phosphatase—showed an upward trend with BSCs succession, but decreased with soil depth. Further analysis revealed that microbial community composition and enzyme activities were significantly positively correlated with SOC, N, P, EC, and clay content, but negatively correlated with pH, bulk density, and sand content. Structural equation modeling suggested that changes in soil chemical properties driven by BSCs succession were the key determinants of microbial community structure and enzyme activities.

Key words: microbial community; enzyme activity; biological soil crusts; succession; desert region